Vestnik zoologii, **39**(2): 3—14, 2005

УДК 595.422

ЭКОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ЭВОЛЮЦИИ КЛЕЩЕЙ СЕМЕЙСТВА PHYTOSEIIDAE (PARASITIFORMES, MESOSTIGMATA) НА ПРИМЕРЕ ПАЛЕАРКТИЧЕСКИХ ФОРМ

Л. А. Колодочка

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины,
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01601 Украина
E-mail: leon@izan.kiev.ua

Получено 25 февраля 2004

Экоморфологические аспекты эволюции клещей семейства Phytoseiidae (Parasitiformes, Mesostigmata) на примере палеарктических форм. Колодочка Л. А. — На основе анализа экоморфологических приспособлений у клещей семейства Phytoseiidae (Parasitiformes, Mesostigmata), заселяющих различные типы местообитаний, предпринята попытка найти объяснение направленности эволюционных изменений в различных таксонах семейства. Предложена схема эволюционного становления фитосейид как группы гамазид, практически безраздельно освоившей почти весь спектр наземных форм высших растений. Оценена степень эволюционной продвинутости родов и группы в целом. Выдвинуто предположение о неоднократном заселении предковыми формами фитосейид растений как новой адаптивной зоны.

Ключевые слова: клещи-фитосейиды, Палеарктика, экоморфология, эволюция.

Ecomorphological Aspects of the Phytoseiid Mite Evolution (Parasitiformes, Mesostigmata, Phytoseiidae) of Palearctic Forms as Example. Kolodochka L. A. — The ecomorphological adaptations of the mites of the family Phytoseiidae (Parasitiformes, Mesostigmata) from various habitats was conducted. The obtained results represent the background of the explanation of the evolutionary changes on various taxonomic levels within the family. A scheme of the evolutionary formation of phytoseiid mites is proposed. Phytoseiid mites are treated as Gamasid group being occupied nearly full spectrum of the biomorphes of the terrestrial high plants. An appreciation of evolutionary advanced genera and estimate evolutionary progress of the group, as a whole, is given. It is proposed that the ancestral forms of the phytoseiid mites have colonized various plants (as a new adaptive zone) repeatedly.

Key words: phytoseiid mites, Pelearctic region, ecomorphology, evolution.

Клещи-фитосейиды (Parasitiformes, Mesostigmata, Phytoseiidae) — практически единственная группа гамазид, эволюция которой прочно связана с высшими наземными растениями, освоенными ими в качестве постоянного местообитания. В процессе освоения этой адаптивной зоны и конкретных ниш клещи, относящиеся к различным таксонам, приобретали различные адаптации (физиологические, экологические, морфологические), что в итоге позволило им продвинуться по пути эволюционных преобразований. Здесь делается попытка объяснить направленность эволюционных изменений в различных таксонах семейства с точки зрения экологии группы. И. И. Шмальгаузен, предлагая термин «адаптациоморфоз», характеризовал этот процесс как «непрерывную смену приспособлений» (т. е. их возникновение и исчезновение), отличая его от «адаптациогенеза» как «возникновения частных приспособлений» (Шмальгаузен, 1983: 175). Рассматривая морфологические адаптации фитосейид, легко заметить, что освоение ими растений является результатом этих глубоко взаимосвязанных и взаимопроникающих процессов. Значительное морфологическое разнообразие приспособлений, распределенное между несколькими основными направлениями адаптациоморфоза, как общего, так и частного ранга, позволило им в максимальном объеме освоить практически весь спектр многообразия ниш новой для них адаптивной зоны.

Видовое разнообразие фитосейид в типичных местообитаниях

Предками фитосейид предположительно были почвообитающие гамазовые клещи, родственные предкам рецентного рода *Lasioseius* Berlese (Lindquist, Evans, 1965). Иногда этот род включают в подсемейство Blattisocinae, помещая его в семейство Phytoseiidae (Karg, 1983, 1993), хотя чаще рассматривают систему фитосейид без этого подсемейства (Вайнштейн, 1973; Бегляров, 1981; Wainstein, 1962; Колодочка, 2001).

Простейший анализ показывает, что видовое разнообразие фитосейид в предположительно исходных для группы местообитаниях заметно меньше, чем на растениях. Например, всего около 20 видов фитосейид фауны Украины заселяют почву и связанные с ней местообитания (подстилку, гумус, мох и т. п.). Они представляют собой относительно немногочисленную группу геобионтов (о делении фитосейид на экоморфологические группы см.: Колодочка, 2001). Среди геобионтов имеются представители всего четырех родов трибы Amblyseiini — *Amblyseius, Amblyseiulus, Neoseiulus, Chelaseius*, в то время как к растениям в этом регионе в той или иной степени приурочено около 100 видов, относящихся к 18 из 32 известных в Палеарктике родов трех подсемейств (названия таксонов даны в соответствии с современными взглядами автора на систему семейства, см: Колодочка, 1998). С удовлетворительной точностью количество видов в экоморфологических группах назвать затруднительно, поскольку часть из них встречается и в почве, и на растениях, однако тенденция численного преобладания в Палеарктике видов растениеобитающих фитосейид над почвообитающими вполне отчетлива.

Виды-геобионты наиболее подобны предковым формам, обладая признаками, которые с большой долей уверенности можно отнести к анцестральным. К таким признакам я отношу следующие: крупные размеры тела; большие щиты, покрывающие значительную часть поверхности идиосомы; плотную склеротизацию и гладкую поверхность идиосомальных щитов; мелкие дорсальные соленостомы; максимально голотрихичный хетом, состоящий из игловидных остроконечных щетинок (на дорсальной стороне идиосомы палеарктических видов насчитывается до 23, на вентральной — до 13 пар щетинок и непарная постанальная щетинка); наличие широких и длинных перитрем, густо покрытых хетоидами; развитые хелицеры с большим числом зубцов на обоих пальцах умеренно крупной клешни (у палеарктических видов — до 14 на неподвижном пальце и до 3 — на подвижном).

Направления развития экоморфологических адаптаций фитосейид

Миниатюризация идиосомы и модернизация покровов

Выход предковых форм фитосейид в новую адаптивную зону, которая возникла с появлением высших растений, вызвал глубокие изменения в их экологии, что повлекло за собой морфологические изменения. Новые условия существования обусловили дальнейшую миниатюризацию идиосомы, что считают одним из генеральных направлений эволюции клещей (Ситникова, 1978). Среди палеарктических фитосейид не встречается форм с длиной тела более 0,6 мм. Свободноживущие гамазиды других семейств, обитающие в подстилке и почве, как правило, значительно крупнее. Среди фитосейид-геобионтов относительно крупные формы также встречаются чаще, чем среди растениеобитающих.

Предполагается, что при освоении клещами приподнятых над поверхностью земли частей растений относительно крупные размеры тела снижали вероятность выживания при воздействии экстремальных факторов, таких, например, как сильный порывистый ветер и (или) сильный ливень. Отбор в этих условиях был направлен на сохранение мелких форм: им требуется меньше усилий для противостояния прямым экстремальным воздействиям такого рода и легче отыскивать подходящее укрытие.

Степень склеротизации покровов у видов-геобионтов, встречающихся на растениях лишь изредка и в основном на нижних, лежащих на земле, листьях низкорослых трав, одинакова (Колодочка, 2001). Эти клещи обладают плотной интерскутальной мембраной и относительно сильно склеротизованными щитами идиосомы. Поверхность их дорсального щита гладкая, реже — тонкосетчатая у видов с относительно меньшей склеротизацией. Нередко гладкий щит по краям склеротизован сильнее в виде темной широкой полосы, легко различимой на тотальных препаратах в проходящем свете (у видов родов *Amblyseius*, *Amblyseiulus*).

У облигатных фитобионтов наблюдается значительно более широкий диапазон склеротизации покровов. Виды с покровами более значительной толщины и плотности проявляют ярко выраженную приуроченность к обитанию на относительно открытых поверхностях частей растений (кора ветвей покрытосеменных, крона хвойных и т. п.). Такие формы (кортикобионты), подобно геобионтам, обладают утолщенными щитами и уплотненной интерскутальной мембраной, что предохраняет их от излишней потери влаги (*Iphiseius*, ряд видов *Amblyseius, Neoseiulus, Paragigagnathus, Anthoseius, Vittoseius*). Напротив, виды со слабой и умеренной склеротизацией обитают преимущественно на листьях травянистых многолетников, древесных и кустарниковых растений (филлобионты) и лишь эпизодически встречаются вне постоянных местообитаний, попадая в почву, подстилку, норы и гнезда мелких млекопитающих и птиц-норников случайно либо в поисках мест зимовки.

Освоение листьев покрытосеменных растений в качестве постоянного местообитания открыло для клещей возможность дополнительного снижения массы тела за счет уменьшения склеротизации покровов и редукции идиосомальных щитов (особенно вентроанального, иногда вплоть до его фрагментации). Наиболее заметно уменьшение размеров дорсального щита видов-филлобионтов из родов *Euseius, Indoseiulus, Phytoseiulus* (Amblyseiinae). Вентроанальный щит также испытывает тенденцию к уменьшению размера у клещей родов *Amblyseiella, Eha-*

rius, Euseius, Indoseiulus, Phytoseiulus из Amblyseiinae, а также родов *Dubininellus, Phytoseius, Seiulus, Paraseiulus* из Phytoseiinae.

Снижению массы тела способствовало то, что филлобионты, особенно филлофилы, практически не покидают воздушного слоя, прилегающего к нижней поверхности листовой пластинки и насыщенного парами испаряемой через устьица влаги. Транспирация создает более стабильные условия влажности, а опушение поверхности листа повышает устойчивость влажного слоя воздуха к конвекционному размыванию. В таких микроместообитаниях нередки виды с тонкими бесцветными щитами (*Euseius, Indoseiulus*), которые у некоторых видов рода *Indoseiulus* имеют исчезающе нечеткие границы и незаметно переходят в прозрачную мембрану. Истончение покровов клещей, вероятно, способствовало повышению их проницаемости для метаболической воды, увеличивая роль кожного дыхания в регуляции водного баланса, что у клещей в других условиях обитания решается посредством дыхательной системы.

Развитие рельефной скульптировки дорсального щита я связываю с необходимостью повышения эффективности способов удаления излишков воды из организма клещей, питающихся жидкой пищей и обитающих в условиях повышенной влажности на листьях. Рельеф увеличивает площадь испаряющей поверхности тела и может рассматриваться как составная часть общего процесса уменьшения плотности покровов. Одновременно возрастает значение покровов в регуляции водного баланса организма на этапе адаптивной радиации фитосейид на растениях. Развитие рельефа дорсального щита прослеживается в двух направлениях — развитие сетчатости и развитие бугристости (рис. 1).

Исчерченность предне-бокового края изначально гладкого щита с редкими анастомозами у клещей, относящихся к некоторым таксонам, развилась в сетчатую скульптировку на значительных участках его поверхности (как варианты этого типа рельефа можно рассматривать чешуйчатую и линейно-параллельную исчерченность). Развитие выпуклой поверхности в ячейках сети привело к формированию выпукло-сетчатой (выпукло-чешуйчатой) скульптировки (например, у клещей рода *Amblydromella* и подрода *Litoseius* рода *Anthoseius*), а развитие выпуклости на участках поверхности между параллельными линиями штриховки на первоначально плоской поверхности — к развитию складчатой поверхности (переходы наблюдаются даже в пределах одного рода, например *Eharius*).

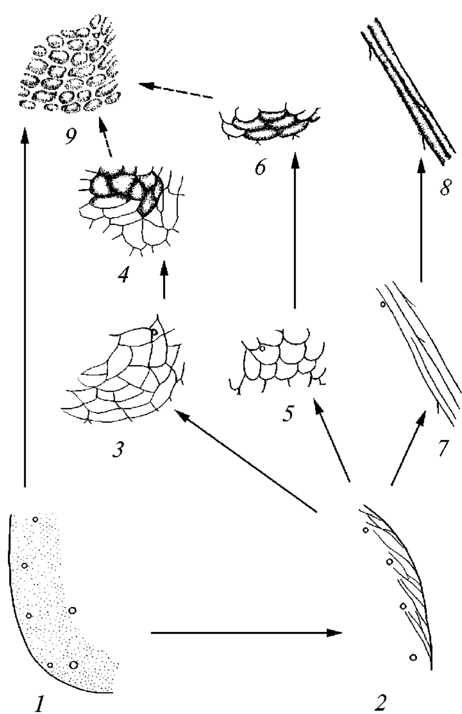


Рис. 1. Возможные пути эволюции рельефа дорсального щита у клещей семейства Phytoseiidae (щетинки не показаны): *1* — гладкая поверхность (исходный тип); *2* — косая исчерченность края гладкого щита; *3* — плоская сетчатость; *4* — выпуклая сетчатость; *5* — плоская чешуйчатость; *6* — выпуклая чешуйчатость; *7* — линейно-параллельная исчерченность; *8* — складчатость; *9* — бугорчатость. Стрелка, выполненная штрихом, — параллельный путь преобразования.

Fig. 1. Probable evolutional ways of a relief of dorsal shield in phytoseiid mites (setae missing): *1* — smooth surface (starting type); *2* — smooth surface of shield covered with lines; *3* — plain net sculpture; *4* — relief net sculpture; *5* — plain scale-like sculpture; *6* — relief scale-like; *7* — linear-parallel sculpture; *8* — rugosity; *9* — tuberculous (knobbly) sculpture. Stroked arrow — parallel way of transformation.

Формирование бугорчатой скульптировки как другого направления этого адаптациогенеза может быть прослежено поэтапно: от слабо выраженных отдельных бугорков на практически гладком щите (*Phytoseius*) до сильно развитой бугристости на значительной его части (*Dubininellus, Okiseius*). Не исключена и двойственная природа происхождения бугорчатого рельефа от выпукло-сетчатой скульптировки в результате редукции «сетки» между выпуклыми участками поверхности щита. В пользу такого предположения свидетельствует скульптировка дорсального щита исследованных мной экземпляров южноафриканского вида *Paragigagnathus namibiensis* (Колодочка, 1994 б). В таком случае предлагаемая схема формирования бугорчатой скульптировки дорсума клещей, относящихся к различным таксонам, оказывается не столь прямолинейной и приобретает черты параллелизма.

Наличие же бугорчатого дорсального щита при умеренной или сильной склеротизации клещей родов *Paragigagnathus, Vittoseius,* а также подрода *Aphanoseius* рода *Amblydromella*, может, скорее, свидетельствовать о вторичном их уплотнении при уже имеющемся бугорчатом рельефе на дорсальном щите их предков, поскольку механизмы формирования бугристости на сильно склеротизованном гладком щите трудно представить. Реверсию склеротизации покровов можно объяснить несколькими причинами. Клещи могли перемещаться в более аридные микроместообитания (например, с листьев на ветви деревьев) в результате конкурентного вытеснения или при переходе к питанию жертвами с иной локализацией, либо вследствие эволюционных изменений самих местообитаний в ходе сопряженной эволюции растений и клещей. В последнем случае, например, редукция листьев тамарикса и превращение их в чешуеподобные пластинки могли послужить причиной реверсивного уплотнения покровов у видов рода *Paragigagnathus,* предки которых, обитая на листьях «пратамариксов», эволюционно приобрели бугорчатую скульптировку на тонком дорсальном щите. В процессе миниатюризации листовых пластинок клещи оказывались во все более аридных условиях, что и вызвало вторичное уплотнение их покровов.

Следует отметить, что слабосклеротизованные, но высокоподвижные клещи (*Euseius, Indoseiulus*) имеют гладкие щиты. Я полагаю, что у таких форм, в противоположность менее подвижным, условий для развития рельефа дорсального щита как дополнительного пути удаления влаги из организма не возникало, поскольку за счет интенсификации дыхания избыток воды успешно эвакуируется через дыхательную систему. При этом некоторые виды рода *Euseius* с уверенностью можно отнести к эвритопным видам, заселяющим многие виды растений в разных по степени аридности биотопах.

Адаптации наружных частей дыхательной системы

Разнообразное строение наружных частей дыхательной системы фитосейид (перитрем) также закономерно связывается с условиями влажности в типичных для видов микроместообитаниях, делая очевидным значение этих структур как регуляторных органов водного баланса организма клеща (Акимов и др., 1988). На наличие широких перитрем у почвообитающих гамазид из влажных биотопов указывали Эванс и Тилл (Evans, Till, 1979). Некоторые фитосейиды из таких местообитаний также имеют длинные широкие перитремы с большим числом хетоидов (ряд видов рода Amblyseiulus), что облегчает отдачу из организма излишков влаги, возникающих при питании жидкой пищей.

По сравнению с видами из исходных местообитаний у фитобионтов на территориях с умеренным климатом перитремы обычно более узкие (*Amblyseius, Neoseiulus*), иногда укороченные в той или иной степени (некоторые виды рода *Kampimodromus*, многие *Amblydromella*). Фитосейиды на растениях в засушливом климате имеют еще более узкие и (или) короткие перитремы при сохранении количества хетоидов на единицу площади перитрем (*Typhlodromus pritchardi, Eharius chergui, E. hermonensis*) или при сокращении их числа (*Kuzinellus addition-*

alis). Уменьшение числа хетоидов может происходить также за счет слияния их в кристы различной конфигурации — от коротких разнонаправленно анастомозирующих перемычек по всей длине перитремы (*Kampimodromus judaicus*) либо лишь части ее (*Paraseiulus incognitus*) до единого осевого гребня, размещающегося продольно по «дну» перитремы (*Kuzinellus bregetovae*) (рис. 2). Тенденция к сокращению испаряющей поверхности перитрем при возрастании аридности местообитаний клещей очень наглядно проявляется порой даже в пределах одного таксона [например, в ряду видов *Eharius* (*Zavicus*) *kuznetsovi* — *E.* (s. str.) *chergui* — *E.* (s. str.) *hermonensis* (рис. 2, *6–8*) или *Kuzinellus torulosus* — *K. additionalis* — *K. bregetovae* (рис. 2, *11, 12;* рис. 3)]. Хетоиды перитрем у форм из чрезмерно аридных условий обитания могут сливаться в гребень или кристу, например у вышеупомянутого *Kuzinellus bregetovae* с можжевельника на верхней высотной границе его произрастания в горном массиве Тянь-Шань (Колодочка, 1993 а). Изредка хетоиды утрачиваются полностью, и перитремы приобретают вид гладких желобков, истонченные края которых почти смыкаются с образованием узкой продольной щели. Такое строение перитрем описано у видов *Typhlodromus klimenkoi* (рис. 2, *10*) и *Paraseiulus porosus* (Колодочка, 1980) с фисташки на сильно прогреваемых солнцем склонах в предгорьях Тянь-Шаня. Как и в предыдущем случае, клещи двух последних видов бульшую часть года обитают в условиях острого дефицита влаги.

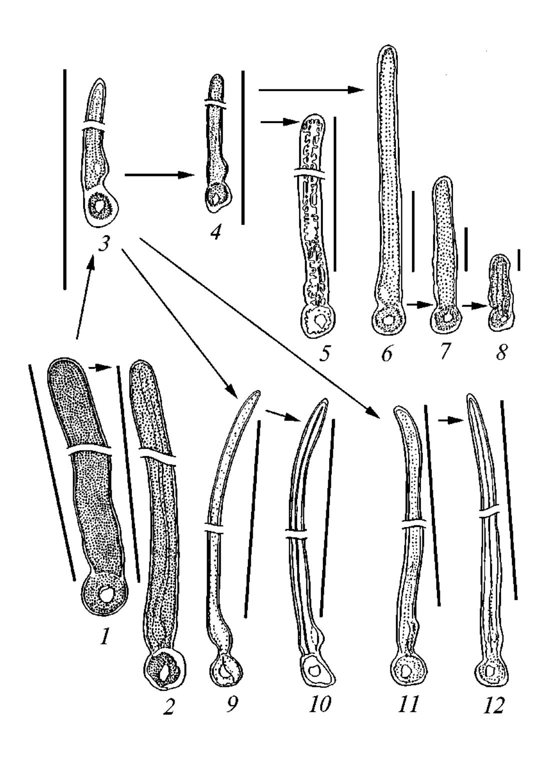


Рис. 2. Перитремы фитосейид из местообитаний с различными условиями влажности: *1* — *Amblyseius hudsonianus*; *2* — *A. okanagensis*; *3* — *A. andersoni*; *4* — *Kampimodromus aberrans*; *5* — *K. judaicus*; *6* — *Eharius kuznetzovi*; *7* — *E. chergui*; *8* — *E. hermonensis*; *9* — *Typhlodromus perbibus*; *10* — *T. klimenkoi*; *11* — *Kuzinellus additionalis*; *12* — *K. bregetovae*. Стрелки показывают направление усиления аридности, отрезки прямых — условная длина перитрем (у *A. andersoni* — 220–225 мкм).

Fig. 2. Peritremes of phytoseiid mites from habitats with different moisture conditions: *1* — *Amblyseius hudsonianus*; *2* — *Amblyseiulus okanagensis*; *3* — *Amblyseius andersoni*; *4* — *Kampimodromus aberrans*; *5* — *K. judaicus*; *6* — *Eharius kuznetzovi*; *7* — *E. chergui*; *8* — *E. hermonensis*; *9* — *Typhlodromus perbibus*; *10* — *T. klimenkoi*; *11* — *Kuzinellus additionalis*; *12* — *K. bregetovae*. Arrows points to the strengthening of arid conditions. Segments of straight lines — conditional length of mite peritreme (for *A. andersoni* — 220–225 mkm).

Таким образом, по мере усиления аридности постоянных местообитаний приспособление перитрем фитосейид к условиям влажности исторически происходило, вероятно, по двум направлениям: во-первых, за счет уменьшения геометрических размеров перитрем (сужение, укорачивание) без изменения количества хетоидов и, во-вторых, за счет сокращения числа хетоидов на единицу площади перитрем. Последнее направление может реализовываться двумя путями. Один из них в крайнем выражении приводит к замене хетоидов единой осевой кристой, другой — к полному исчезновению хетоидов и формированию гладких перитрем.

У ряда клещей, относящихся к различным родам и имеющих сходное с родственными видами строение и геометрические размеры перитрем, наблюдается

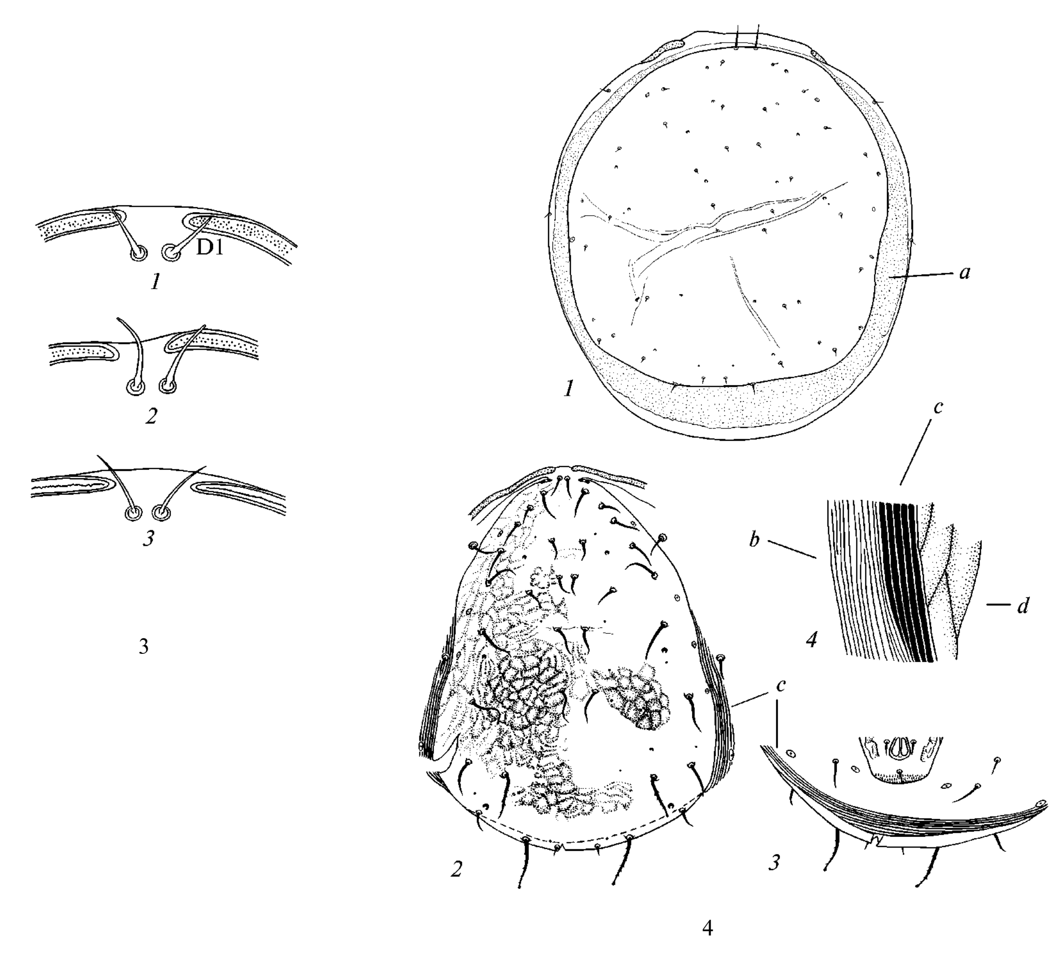


Рис. 3. Различия в строении перитрем трех близких видов рода *Kuzinellus*: *1* — *K. torulosus*; *2* — *K. additionalis*; *3* — *K. bregetovae*; D1 — дорсальная щетинка.

Fig. 3. Differences in peritremal structure of three sibling species of the genus *Kuzinellus*: *1* — *K. torulosus*; *2* — *K. additionalis*; *3* — *K. bregetovae*; D1 — dorsal seta.

Рис. 4. Полоса склеротизованной мембраны вокруг дорсального щита как результат адаптациогенеза при обитании в аридных условиях у клещей *Iphiseius degenerans* (*1*) и *Vittoseius povtari* (*2—4*): *1, 2* — идиосома, вид сверху (*a* — полоса гладкой склеротизованной кутикулы); *3* — задняя часть опистосомы, вид снизу; *4* — фрагмент дорсальной стороны тела, увеличено (*b* — кутикула, *c* — полоса линеаризованной склеротизации, *d* — фрагмент дорсального щита).

Fig. 4. A strip of sclerotized membrane around of dorsal shield as a result of adaptatiogenesis in arid habitats in *Iphiseius degenerans* (*1*) and *Vittoseius povtari* (*2—4*): *1, 2* — idiosoma from above (*a* — strip of smooth sclerotized cuticule); *3* — posterior side of opistosoma from below; *4* — fragment of sclerotized strip, увеличено (*b* — cuticule, *c* — strip of linear sclerotized cuticule, *d* — fragment of dorsal shield).

разрастание краев этих структур в виде продольных козырьков, нависающих над поверхностью, покрытой хетоидами, а у некоторых видов — почти смыкающихся краями с образованием трубкообразных перитрем (*T. klimenkoi* и *P. porosus*). Такая модификация, не затрагивая основного плана строения морфологической структуры, по сути, является ее адаптационной надстройкой, которая позволяет без существенных перестроек генома в частях, обеспечивающих в рамках жизненной стратегии рода оптимальность строения и устойчивое функционирование органа, более гибко реагировать на изменение внешних условий при освоении еще более аридных микроместообитаний, получая определенные преимущества перед родственными видами, не имеющими такой морфологической специализации.

Так как различия в строении перитрем проявляются на уровне видов, а не на более высоких таксономических уровнях, очевидно, что эти адаптации носят частный характер и показывают различные способы достижения оптимизации одной и той же физиологической функции организма при освоении клещами конкретных ниш, а именно, эффективной регуляции водного баланса видами различных родов, обитающими в сходных условиях влажности.

Отмеченные единично в семействе случаи развития вокруг дорсального щита (*Iphiseius degenerans*) или вдоль части его края (*Vittoseius povtari*) полосы склеротизованной мембраны (что увеличивает степень покрытия покровов идиосомы уплотненными ее участками), вероятно, уместно рассматривать как еще одно адаптационное направление в сокращении испаряющей поверхности у форм, освоивших более аридные местообитания, чем их предки, то есть как пример адаптациогенеза и одновременно как еще один пример параллелизма (рис. 4).

Параллелизм в развитии признаков и формировании габитуса

Хорошо известно общее положение о том, что эволюционные процессы освоения организмами сходных ниш в ряде случаев приводят к параллельному образованию сходных структур у таксономически отдаленных форм. У фитосейид это выражается в том, что в двух обширных палеарктических подсемействах имеются группы видов, чрезвычайно сходные габитуально. Например, широкоокруглое тело с хорошо склеротизованным и сильно бугристым дорсальным щитом, несущим укороченные толстые, расположенные на бугорках щетинки, имеют клещи рода *Paragigagnathus* из Amblyseiinae, *Vittoseius*, некоторые виды номинативного подрода рода *Typhloctonus* и *Pegodromus* (*Typhloctonus*), а также практически все виды подрода *Aphanoseius* (*Amblydromella*) из Phytoseiinae. Удлиненное тело со слабосклеротизованным гладким или слегка бугорчатым дорсальным щитом с небольшим количеством щетинок, из которых некоторые гипертрофированы, в сочетании с вентроанальным щитом небольших размеров характерно для родов *Phytoseius, Dubininellus* (Phytoseiinae) и *Amblyseiulella* (Amblyseiinae). Это наиболее яркие примеры параллелизма в формировании габитуально сходных экоморфотипов у явно отдаленно родственных форм фитосейид. При сравнении других структур или систем наружных органов клещей (щетинок хетома, соленостомов, ротовых придатков, ходильных ног и т. д.) примеров такого рода обнаруживается значительно больше.

Например, для дорсального хетома некоторых видов характерно наличие заметного числа равномерно длинных (или с преобладанием таковых) мелкозазубренных дорсальных щетинок (рис. 5). Хетомом такого типа обладают некоторые виды фитосейид двух родов подсемейства Amblyseiinae (*Phytoseiulus persimilis*, *Neoseiulus longispinosus* и *N. pseudolongispinosus*) и одного рода подсемейства Phytoseiinae (палеарктический вид *Galendromus longipilus* и интродуцированный в Палеарктику из Неарктики *G. occidentalis.*). Ряд видов рода *Neoseiulus* с подобным хетомом (*N. fallacis, N. bibens, N. chilenensis, N. womersley*) в пределах Палеарктики не зарегистрированы, но они также известны как активные хищники тетранихид (McMurtry, 1982). Такое строение хетома обеспечило клещам, столь различным таксономически, эффективное освоение источника пищи, использование которого акарифагами с дорсальным хетомом другого типа предельно затруднено из-за наличия густого полога выделяемой фитофагами паутины (Колодочка, 1990). В этом случае уместно говорить о сопряженной эволюции хищника и жертвы, которая происходила в двух подсемействах фитосейид параллельно.

Крупные дорсальные соленостомы некоторых фитосейид, нехарактерные для родственных видов того же рода или видов родственных родов, можно обнаружить у представителей нескольких таксонов (*Amblyseiulella heveae, Paraseiulus insignis, Typhloctonus tuberculatus*). При этом виды монотипических родов *Carinoseius* и *Typhloseiella* имеют своеобразные по строению кратеровидные соленостомы очень крупных размеров. В целом уменьшение количества дорсальных соленостомов и увеличение их размеров расцениваются здесь как признаки, характеризующие продвинутость обладающих ими видов.

Резкие изменения пропорций гнатобазы и ротовых придатков, вызванные сходными условиями добывания пищи, также рассматриваются здесь как показатель продвинутости таксона. В процессе эволюции фитосейид такие изменения возникали неоднократно и независимо в некоторых родах разных подсемейств: у ряда видов родов *Eharius* (*E. chergui, E. hermonensis, E. kostini*) и *Paragigagnathus* (*P. insuetus, P. molestus, P. tamaricis*) (Amblyseiinae), а также у *Wainste-*

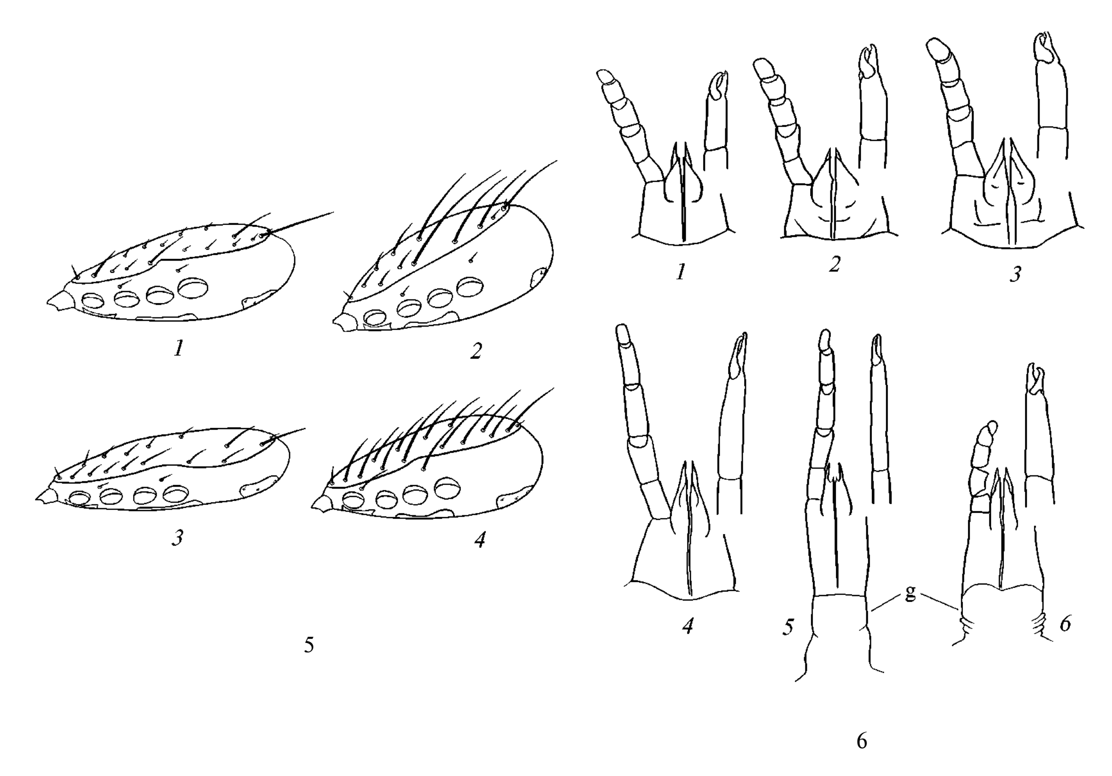


Рис. 5. Дорсальный хетом некоторых видов фитосейид: *1* — *Amblyseius andersoni*; *2* — *Phytoseiulus persimilis*: *3* — *Typhlodromus pyri*; *4* — *Neoseiulus longispinosus*.

Fig. 5. Dorsal setal pattern of some phytoseiid mites: *1* — *Amblyseius andersoni*; *2* — *Phytoseiulus persimilis*; *3* — *Typhlodromus pyri*; *4* — *Neoseiulus longispinosus*.

Рис. 6. Строение гнатосомы фитосейид (щетинки не показаны): *1* — *Paraseiulus incognitus*; *2* — *Kampimodromus aberrans*; *3* — *Euseius finlandicus*; *4* — *Wainsteinius leptodactylus*; *5* — *Paragigagnathus tamaricis*; *6* — *Eharius chergui*; *g* — гнатобрахиум.

Fig. 6. Structure of gnathosome in some phytoseiid mites (setae missing): *1* — *Paraseiulus incognitus*; *2* — *Kampimodromus aberrans*; *3* — *Euseius finlandicus*; *4* — *Wainsteinius leptodactylus*; *5* — *Paragigagnathus tamaricis*; *6* — *Eharius chergui*; *g* — gnathobrachium.

inius leptodactylus (Phytoseiinae) (рис. 6). Эти виды имеют очень сходное, отличающееся лишь в деталях, строение гнатосомального отдела. Указанные виды клещей рода *Paragigagnathus* наиболее далеко продвинулись по пути реализации этой адаптации (Колодочка, 1994 а, б). Все они тесно связаны с растениями рода *Tamarix*, которые обладают специфически измененными в аридном климате чешуйчатыми листьями, более или менее прижатыми к ветвям. В ходе сопряженной с этими растениями эволюции названные виды рода *Paragigagnathus* приобрели не только необычно удлиненные хелицеры, педипальпы и гнатобазу, но и особую структуру — мембранный гнатосомальный рукав (гнатобрахиум). Он соединяет гнатосому с идиосомой и расширяет возможности гнатосомы при манипуляциях в тесном пространстве вплоть до выдвижения ее далеко вперед. Это увеличивает вероятность добывания пищи из мест труднодоступных или недоступных для видов-конкурентов. Подобная адаптационная структура, но развитая в несколько меньшей степени, обнаруживается у ряда видов рода *Eharius*, также тесно приуроченных к определенным растениям (густоопушенные виды семейства Labiatae травянистого морфотипа) (Колодочка, 1993 б). У них, однако, удлинения педипальп не произошло.

Клещи *W. leptodactylus*, обитающие в основном на кипарисе, также имеют выделяющиеся длиной педипальпы и хелицеры, но их гнатобаза не претерпела

заметных изменений в пропорциях по отношению к гнатобазе других видов рода. Гнатобрахиум также не получил развития.

Различия, обнаруживаемые при детальном исследовании структур, сходно измененных в разнородных таксонах, свидетельствуют о том, что частный адаптациоморфоз у этих форм разворачивался в сходном направлении, однако конкретная реализация адаптивных изменений происходила хотя и на общей в целом, но несколько различной генной основе, что привело в итоге к иным результатам. Представляется, что в определенном смысле такие ситуации допустимо трактовать как конвергенцию.

Гипотрихия фитосейид как показатель эволюционного прогресса группы

Одно из основных направлений адаптациоморфоза фитосейид – изменения в хетоме клещей – заслуживает особого внимания, так как хетом является основным традиционным источником признаков, которые используются для диагностики и таксономии группы. Хетом фитосейид относится к голотрихическому типу с чертами прогрессирующей гипотрихии (Evans, Till, 1979). На идиосоме палеарктических фитосейид насчитывается от 25 до 36 пар щетинок (с учетом непарной постанальной щетинки). В этих условиях значение наличия или отсутствия каждой пары для таксономии весьма велико. Хетом задней половины тела испытывает редукцию в большей степени. Весьма характерно, что степень гипотрихии выше в родах, виды которых характеризуются меньшей склеротизацией покровов – *Amblyseiulella, Indoseiulus* и *Kampimodromus* (Amblyseiinae), а также *Phytoseius* и *Dubininellus* (Phytoseiinae). Известны формы, имеющие минимальное количество дорсальных щетинок – всего до 14 пар (*Amblyseiulella*), что в 3—5 раз меньше, чем у видов рода *Lasioseius*, с предками которого сближают предков фитосейид.

Упрощение предкового хетома у фитосейид до состояния рецентной голотрихии служит, возможно, наиболее наглядным отражением коренных изменений в их организации, которые обусловили возможность выхода группы в новую адаптивную зону. С развитием у фитосейид голотрихического хетома процесс прогрессирующей гипотрихии не остановился. Голотрихию, таким образом, следует рассматривать как анцестральный признак, а процесс гипотрихии, наблюдающийся во многих группах фитосейид, следует считать основным направлением эволюции их хетома в процессе освоения растений как адаптивной зоны. Степень упрощения хетома в группах форм, сходных по этому продвинутому признаку, свидетельствует об их сходной эволюционной продвинутости. В силу этого редукция числа щетинок хетома может быть обусловлена не столько педоморфозом группы (Chant, 1993), сколько прогрессивным упрощением организации, что является одной из наиболее распространенных тенденций в эволюционных линиях (Майр, 1971).

Таким образом, таксоны, которые общий экоморфологический анализ вынуждает признать эволюционно продвинутыми, обладают определенным набором признаков (или степенью их выражения), классифицируемых как производные.

В качестве таковых здесь приняты:

1) гипотрихия хетома идиосомы (на дорсальной стороне тела – до 14 пар, на вентральной – до 7 пар и непарная постанальная щетинка);

2) снижение склеротизации покровов идиосомы, в том числе щитов (как крайнее выражение этого признака рассматривается размывание краев щита);

3) уменьшение относительных размеров идиосомальных щитов, что более всего заметно на примере вентроанального щита;

4) развитие скульптировки дорсального щита (в крайнем выражении – выпукло-сетчатая или рельефно-бугорчатая);

5) модификации идиосомальных щетинок и щетинок ног (гипертрофированное удлинение, утолщение их до палочковидных или, напротив, приобретение ими нитевидности; развитие булавы на конце щетинки);

6) изменения в пропорциях тела и ног («длинные и тонкие» или «короткие и толстые» ноги), вызванные изменениями в пропорциях члеников конечностей;

7) необычные изменения гнатосомы и ротовых придатков, а тем более наличие структур, отсутствующих у ближайших родственных видов, также следует отнести к производным признакам, указывающим на эволюционную продвинутость форм, ими обладающих.

Возможные направления эволюции клещей-фитосейид

Основные направления эволюции семейства Phytoseiidae, как представляется в целом, могли быть следующими. Часть видов нескольких родов осталась в первичных для группы местообитаниях, прошла свой путь эволюционных изменений по типу алломорфоза с элементами гиперморфоза (клешни хелицер *Chelaseius*, бичевидные щетинки и макрохеты на ногах *Amblyseiulus* и *Amblyseius*), но в общем сохранила морфотип, близкий к исходному (наиболее полно сохранившийся, на мой взгляд, у геобионтов из рода *Neoseiulus* с их слабо дифференцированными щетинками дорсума и ног). Другая, основная, часть родов освоила практически все многообразие экоморф высших растений, в ряде случаев приобретая узкую специализацию в результате сопряженной с ними эволюции. При этом отдаленно родственные формы, попадая в сходные условия и подвергаясь давлению отбора в одном направлении, параллельно приобрели экоморфное сходство. В некоторых таксонах на фоне узкой специализации происходил адаптациогенез (возникновение гнатосомального мембранного рукава, скульптировки щита и др.) и ограниченный гиперморфоз (отдельные очень крупные щетинки *Phytoseius*, гипертрофированные дорсальные соленостомы *Paraseiulus insignis, Carinoseius perforatus, Typhloseiella isotricha* или *Typhloctonus tuberculatus*).

Освоение фитосейидами растений как новой адаптивной зоны, скорее всего, проходило несколькими этапами. В пользу этого свидетельствует часто наблюдаемое обитание на одном экземпляре растения-хозяина эволюционно неравномерно продвинутых видов. В таких случаях наряду с крайне специализированными формами сосуществуют формы, сохраняющие анцестральные признаки. Предположение о неоднократно имевшем место выходе предковых форм фитосейид на растения находит подтверждение и в различной степени насыщенности специализированными формами экологических групп дендро- и гербабионтов.

Действительно, рассматривая крупные структурные подразделения семейства — подсемейства, легко заметить, что подсемейство Phytoseiinae не содержит родовых групп, участвующих в формировании постоянного населения почвы, занимая четко очерченную адаптивную зону и заселяя преимущественно деревья и кустарники, хотя виды некоторых таксонов освоили в качестве постоянного местообитания формы растений травянистого морфотипа (возможно, реверсивно). Подсемейство Amblyseiinae в этом отношении выглядит разнороднее. В трибе Amblyseiini можно выделить как роды, занимающие узкую адаптивную нишу (например, роды *Paragigagnathus*, представители которого тесно связаны с несколькими родами деревьев и кустарников, а также *Chelaseius* или некоторые виды рода *Amblyseius,* найденные только в почве), так и роды, у которых пределы адаптивной ниши весьма широки и охватывают такие разнородные типы местообитаний, как почва и растения (многие виды родов *Amblyseius, Amblyseiulus, Neoseiulus*), либо разные типы жизненных форм растений (единственный представитель рода *Iphiseius*).

Трибу Kampimodromini, как и группу родов вне триб (Колодочка, 1998), составляют родовые таксоны, представители которых полностью связаны с растениями, заселяя основные типы жизненных форм последних более или менее равномерно. На этом фоне лишь виды рода *Eharius* занимают хорошо очерченную адаптивную нишу, предпочитая травянистую растительность. Монотипи-

ческие роды *Phytodromus* и *Carinoseius* также выглядят гербабионтами. Единственный представитель рода *Cydnoseius* подсемейства Cydnodromellinae обнаружен в Палеарктике только на травах.

В подсемействе Phytoseiinae насчитывается 6 родов, виды которых обитают только на деревьях и кустарниках (роды трибы Paraseiulini, род *Seiulus* из Seiulini, род *Wainsteinius* из Typhlodromini, монотипический род *Vitoseius* из Anthoseiini), но отсутствуют роды, которые целиком представлены гербабионтами. Как исключение из общего правила, следует назвать своеобразный монотипический подрод *Litoseius* рода *Amblydromella,* известный пока только с трав, представители которого резко отличаются габитуально от остальных клещей рода.

Относительно небольшое количество эволюционно продвинутых видов фитосейид на травянистых растениях в противовес заметно большему их числу на древесно-кустарниковой растительности, на мой взгляд, косвенно свидетельствует об эволюционной молодости трав как жизненной формы растений. Такое заключение поддерживает мнение о происхождении травянистых растений от древесно-кустарниковых форм (Хохряков, 1975), а не наоборот, как рассматривают этот вопрос некоторые исследователи (см. обзор там же).

Заселение трав фитосейидами, вероятно, шло по двум направлениям — «снизу» (за счет геобионтов) и «сверху» (за счет дендробионтов). В любом случае фитосейиды-«новоселы» получили меньше эволюционного времени для формирования специализированных форм по сравнению с клещами, уже освоившими «старые» адаптивные ниши — древесно-кустарниковые жизненные формы растений. По моему мнению, именно здесь заключается причина относительной бедности числа специализированных форм фитосейид на травах по сравнению с фитосейидами-дендрофилами. Наличие же среди фитосейид-гербабионтов форм, различных по степени продвинутости в направлении специализации, вполне укладывается в рамки известной гипотезы о присущих различным таксонам неодинаковых темпов эволюционных преобразований и не противоречит отмеченной тенденции.

В рамках семейства Phytoseiidae Палеарктики наблюдается сочетание относительно небольшого числа видов, характеризующихся наличием у них признаков в анцестральном состоянии, со значительно бульшим количеством видов, заметно продвинувшихся по пути экоморфологической специализации. При этом наблюдается наличие нескольких многочисленных родов, объединяющих относительно менее специализированные формы и занимающих широкие адаптивные ниши. В совокупности это может свидетельствовать о том, что семейство находится в состоянии поступательного эволюционного развития. В целом тип эволюционных преобразований группы можно классифицировать как алломорфоз с проявлением у ряда узко специализированных форм теломорфоза и в отдельных случаях — гиперморфоза.

Изменение условий обитания приводило к вымиранию не только видов и групп растений, но и специализированных к обитанию на них клещей. В силу этого малочисленные и монотипические роды фитосейид, в большинстве своем являющиеся эндемичными и характеризующиеся редкими для видов семейства признаками или уникальным их сочетанием, выглядят рецентными представителями процветавших некогда родов.

Таким образом, наблюдаемое богатство сочетаний экоморфологических адаптаций фитосейид в совокупности с адаптациями физиологическими обеспечивает наличие у них многогранной пластичности при освоении практически неограниченного разнообразия экологических ниш, что в итоге позволило этим клещам освоить рецентные места обитания, связанные главным образом с растениями.

Автор благодарен Э. Эккерманну (Prof. E. A. Ueckermann, Pretoria) за предоставленную возможность исследовать коллекционный материал из Южной Африки.

Акимов И. А., Старовир И. С., Ястребцов А. В., Горголь В. Т. Клещ варроа — возбудитель варроатоза пчел : Морфологический очерк. — Киев : Наук. думка, 1988. — 120 с.
Бегляров Г. А. Определитель хищных клещей фитосейид (Parasitiformes, Phytoseiidae) фауны СССР. Ч. 1, 2 // Бюл. Вост.-палеаркт. секц. Междунар. орг. по биол. борьбе с вредными животными и растениями. — 1981. — № 2. — 97 с. ; № 3. — 39 с.
Вайнштейн Б. А. О положении рода Evansoseius Sheals в системе семейства Phytoseiidae (Parasitiformes) // Зоол. журн. — 1973. — **52**, вып. 2. — С. 274—277.
Колодочка Л. А. Новые виды клещей-фитосейид фауны СССР (Parasitiformes, Phytoseiidae) // Вестн. зоологии. — 1980. — № 2. — С. 64—70.
Колодочка Л. А. Строение хетома клещей-фитосейид как признак для прогнозирования эффективности акарифагов // Успехи мед. энтомологии и акарологии с СССР : Материалы X Съезда ВЭО (Ленинград, 11—15 сент. 1989). — Л. : Изд-во АН СССР, 1990. — С. 103—104.
Колодочка Л. А. Новые виды клещей-фитосейид (Parasitiformes, Phytoseiidae) с переописанием Kuzinellus bregetovae // Вестн. зоологии. — 1993 а. — № 2. — С. 19—25.
Колодочка Л. А. Ревизия рода Eharius (Parasitiformes, Phytoseiidae) // Журн. Укр. энтомол. об-ва. — 1993 б (1995). — **1**, № 3—4. — С. 79—96.
Колодочка Л. А. Ревизия рода Paragigagnathus (Parasitiformes, Phytoseiidae). Ч. 1. История и новая концепция рода // Журн. Укр. энтомол. об-ва. — 1994 а (1995). — **2**, № 1. — С. 3—8.
Колодочка Л. А. Ревизия рода Paragigagnathus (Parasitiformes, Phytoseiidae). Ч. 2. Переописание видов // Журн. Укр. энтомол. об-ва. — 1994 б (1996). — **2**, № 2. — С. 3—20.
Колодочка Л. А. Две новые трибы и основные результаты ревизии клещей-фитосейид Палеарктики (Phytoseiidae, Parasitiformes) с концепцией системы семейства // Вестн. зоологии. — 1998. — **32**, № 1—2. — С. 51—63.
Колодочка Л. А. Распространение и экоморфологические группы клещей семейства Phytoseiidae (Parasitiformes: Gamasina) Палеарктики // Изв. Харьк. энтомол. об-ва. — 2001. — **8**, вып. 2. — С. 188—191.
Майр Э. Принципы зоологической систематики. — М. : Мир, 1971. — 454 с.
Ситникова Л. Г. Основные направления эволюции клещей (Acari) и вопрос об их монофилии // Энтомол. обозр. — 1978. — **57**, вып. 2. — С. 431—457.
Хохряков А. П. Закономерности эволюции растений. — Новосибирск : Наука, 1975. — 202 с.
Шмальгаузен И. И. Избранные труды: Пути и закономерности эволюционного процесса. — М. : Наука, 1983. — С. 12—276.
Chant D. A. Paedomorphosis in the family Phytoseiidae (Acari: Gamasina) // Can. J. Zool. — 1993. — **71**, N 7. — P. 1334—1349.
Evans G. O., Till W. M. Mesostigmatic mites of Britain and Ireland (Chelicerata: Acari Parasitiformes): An introduction to their external morphology and classification // Trans. Zool. Soc. Lond. — 1979. — **35**. — P. 139—270.
Karg W. Systematische Untersuchung der gattungen und untergattungen den raubmilbenfamilie Phytoseiidae Berlese, 1916, mit der beschreibung von 8 neuen arten // Mitt. Zool. Mus. Berl. — 1983. — **59**, Heft 2. — S. 293—328.
Karg W. Acari (Acarina), Milben Parasitiformes (Anactinochaeta), Cohors Gamasina Leach, Raubmilben, 59 Tail. — Jena ; Stuttgart ; New York : Gustav Fischer Verlag, 1993. — 523 S.
Lindquist E. E., Evans. O. Taxonomic concepts in the Ascidae, with a modified setal nomenclature for the idiosoma of theGamasina (Acarina: Mesostigmata) // Mem. Entomol. Soc. Can. — 1965. — **47**. — P. 1—59.
McMurtry J. A. Recent advances in Knowledge of the Phytoseiidae // Proc. Formal Conf. Acarol. Soc Amer. — Berkley, California, 1982. — P. 23—48.
Wainstein B. A. Revision du genre Typhlodromus Scheuten, 1857 et systematique de la famille des Phytoseiidae (Berlese, 1916) // Acarologia. — 1962. — **4**, N 1. — P. 5—30.